第 37 卷第 8 期 2017 年 4 月 | 生 态 学 报 ACTA ECOLOGICA SINICA | Vol.37,No.8 Apr.,2017

DOI: 10.5846/stxb201511162322

辛福梅,刘济铭,杨小林,赵垦田.色季拉山急尖长苞冷杉叶片及细根性状随海拔的变异特征.生态学报,2017,37(8):2719-2728.

Xin F M, Liu J M, Yang X L, Zhao K T. Variation in leaf and fine root traits with altitude in *Abies georgei* var. *smithii* in Mt. Shergyla. Acta Ecologica Sinica,2017,37(8):2719-2728.

色季拉山急尖长苞冷杉叶片及细根性状随海拔的变异特征

辛福梅[1,2],刘济铭[1],杨小林[1,*],赵垦田[1]

1 西藏大学农牧学院, 林芝 860000

2 北京林业大学林学院, 北京 100083

摘要:叶片和细根是植物对环境变化响应的主要功能器官,在气候变化趋势下,研究其随环境梯度的变化,对理解植物对环境的适应策略具有重要意义。本文是在色季拉山急尖长苞冷杉分布区,按海拔梯度(3800、3900、4000、4100、4200、4300、4400m)选择7个典型样地,在样地内对其叶片基本特征、叶绿素含量、比叶重和细根特征(0—60cm)等参数进行了测量。结果表明:(1)随海拔梯度升高,急尖长苞冷杉叶片叶面积减小、叶片厚度增加、叶绿素含量逐渐降低、比叶重显著增大。3900m 处急尖长苞冷杉的叶片形态特征表现最好,叶片长度、宽度和面积均显著优于其他海拔,海拔 4200m 叶片厚度达到最大值,叶片面积、叶绿素含量随海拔升高呈下降趋势,但在 4200m 处出现第二峰值。(2)随海拔梯度增加,细根各性状与海拔表现出非线性关系,其中细根生物量和细根体积在 3900m 和 4200m 处出现两次峰值,3900m 处细根生物量达到最大值,4200m 处细根体积达到最大值,4400m 处细根生物量和细根体积均显著少于其他海拔。细根根长密度在海拔 3900、4200、4300m 较高,三者之间差异不显著,但显著高于其余海拔,4400m 海拔细根根长密度最小。细根表面积在 3900m 海拔处达到最大值,显著高于其他海拔,4200 和 4300m 次之,3800、4000 和 4400m 海拔下细根表面积相对较小。4400m 处细根比根长达到最大值。各海拔上细根均主要分布在 0—20cm 土层。随土层厚度增加,各海拔细根生物量和根系体积在 0—60cm 土层范围内均逐渐减小;细根根长密度、表面积在 20—40cm 和 40—60cm 显著提高;同一海拔细根比根长随土层深度增加呈明显的增加趋势。各海拔 40—60cm 土层细根比根长显著高于 20—40 和 0—20cm 土层。(3)综合叶片及细根特征,海拔 3900m 为急尖长苞冷杉的最适宜生长区域;随海拔升高,环境因子逐渐恶劣,环境胁迫加剧,急尖长苞冷杉最终形成在 4400m 处为其分布上限的海拔梯度格局。

关键词:急尖长苞冷杉;海拔梯度;叶片;细根

Variation in leaf and fine root traits with altitude in *Abies georgei* var. *smithii* in Mt. Shergyla

XIN Fumei[1,2], LIU Jiming[1], YANG Xiaolin[1,*], ZHAO Kentian[1]

1 *Agricultural and Animal Husbandry College of Tibet University, Linzhi* 860000, *China*

2 *College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing* 100083, *China*

Abstract: The relationship between plant and environment is one of key issues in the field of ecology. Plant functional traits and the responses of some traits to environment have been of interest to scholars since the 19th century. Studies on the changes in plant leaf and fine root traits and their correlation with elevation gradient explain how plants respond and adapt to a changing environment. Leaf length, width, thickness, area, specific leaf weight, chlorophyll content, root activity, fine roots (at a soil depth of 0—60 cm) characteristics, and other parameters of *Abies georgei* var. *smithii* at seven sites located

基金项目:国家自然科学基金项目(31330015);植被与环境变化国家重点实验室开放课题(LVEC-2012kf07);西藏高原林业生态工程实验室

收稿日期:2015-11-16; **网络出版日期:**2016-10-29

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: Xiaoliny66@126.com

at different elevations (3800, 3900, 4000, 4100, 4200, 4300, 4400 m) on Mt. Shergyla were measured and analyzed to understand the variation in leaf and root morphology along the elevation gradient and elucidate the response mechanism in plants growing at timberline in Southeastern Tibet. The results showed that: (1) Leaf thickness increased and leaf area, chlorophyll content, and root activity decreased with the increase in elevation. The optimal growth of *A. georgei* var. *smithii* was observed at the elevation of 3900 m. The leaf length, leaf width, and leaf area were significantly better than the other elevations. The greatest blade thickness was observed at 4200 m elevation. Leaf area and chlorophyll content decreased with elevation, but appear at the second peak at 4200 m. (2) Fine root biomass and fine root volume were the greatest for individuals growing at 3900 m and 4200 m, respectively. However, the two parameters were significantly lower in trees growing at 4400 m compared to the trees growing at other elevations. The fine root length density was relatively high at 3900, 4200, and 4300 m elevation; there was no significant difference in this parameter between trees growing at these three elevations, but the measured values were significantly higher compared to those calculated for trees at other elevations. The fine root length density was minimal for trees growing at 4400 m. The fine root surface area was significantly higher for trees growing at 3900 m compared to other elevations, followed by that observed in trees at 4200 m and 4300 m elevation. The fine root surface area was relatively small for trees growing at 3800, 4000, and 4400 m elevation. Specific root length reached the maximum at 4400 m. Root biomass and volume of *A. georgei* var. *smithii* measured at a soil depth of 0—60 cm and fine roots biomass and volume at a soil depth of 0—20 cm gradually decreased with the increase in soil thickness at each altitude. The fine root biomass and root volume were the highest for trees growing at 3900 m and 4200 m elevation. The root length density and root surface area had a significant increase at soil depths of 20—40 cm and 40—60 cm. As the soil depth increased, fine specific root length also increased, reaching the maximum at a soil depth of 40—60 cm. (3) Considering the characteristics of leaves and fine roots, the altitude of 3900 m is the optimal elevation for growth of *A. georgei* var. *smithii*. Timberline is located at 4200 m elevation, which indicates the zone of harsh environmental conditions and where *Abies georgei* var. *smithii* reaches its upper limit of distribution at the elevation of 4400 m in this region.

Key Words: *Abies georgei* var. *smithii*; elevation gradient; leaf characteristics; fine root

叶片性状是植物长期适应环境而进化形成的结果,并随环境的变化而变化,反映植物适应环境的变化[1],并具体影响和体现植物的基本功能和行为[2]。林木细根(≤2mm)是根系中重要的组成部分[3],对环境胁迫的响应也较敏感,细根动态对环境变化具有重要的指示作用,可反映树木或生态系统水平的健康状况[4]。研究林木叶片特征及细根垂直分布沿环境梯度的变化可以更好地认识植物对环境的适应机制。由于在高海拔山体中气温、气压、CO_2浓度等环境因子随海拔升高而降低,而光照强度则随海拔升高而增加,为此高海拔山体是研究植物及其群落对环境的响应提供了很好的场所[5]。众多研究显示,随海拔升高,许多植物叶面积(LA)减小,但也有增大和先增大后减小的现象。叶绿素含量(Ch1C)随海拔升高呈下降趋势[6],但有的变化不明显[7]。关于不同海拔梯度上细根生物量、空间变化、季节动态已经有了初步的结果[8-11],但因地理条件的限制,研究多为不同海拔的不同植物群落,针对不同海拔梯度上同一树种细根特征的研究较少,对色季拉山林线冷杉细根对海拔的响应研究更是相对缺乏。

急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var.*smithii*)是青藏高原东南缘亚高山暗针叶林的主要组成树种之一,主要分布在西藏东南部山地,是构成藏东南阴坡林线群落的优势树种[12]。林线植被群落环境的异质性反映了林线与气候变化相互作用的机制[2]。本文以色季拉山林线树种急尖长苞冷杉为研究对象,研究目的为:(1)色季拉山林线树种叶片基本形态特征、叶绿素含量、比叶重等叶片性状在3800—4400m海拔梯度的变化规律;(2)色季拉山林线树种细根各指标在不同海拔上的变化规律;(3)揭示藏东南主要建群林线树种在适应高山极端环境的生理生态机制。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

色季拉山位于藏东南雅鲁藏布江大拐弯西北侧,念青唐古拉山与喜马拉雅山脉接合处工布自然保护区林芝县境内,属念青唐古拉山向南延伸的余脉(E93°12′—95°35′,N29°10′—30°15′)。地处藏东南湿润气候区与半湿润气候区的分界面上,气候冬温夏凉、干湿季分明。年均气温-0.73℃,最高月(7月份)平均气温9.23℃,最低月(1月份)平均气温-13.98℃。年均日照时数1150.6h,年均相对湿度78.8%。年均降水量1134.1mm,蒸发量544.0mm,6—9月份为雨季,占全年降水的75%—82%。土壤以酸性棕壤为主[13]。

色季拉山地带性森林植被是以亚高山暗针叶林为优势种和建群种的群落类型。主要森林植被类型为山地温带暗针叶林,以急尖长苞冷杉(*Abies georgei* var.*smithii*)为建群种,并有林芝云杉(*Picea likiangensis* var. *linzhiensis*)林、林芝云杉与急尖长苞冷杉混交林以及急尖长苞冷杉与方枝柏(*Sabina saltuaria*)的混交林等。其阴坡是以急尖长苞冷杉为建群种的群落类型,海拔4300m左右为森林线(郁闭林上限),此线以上,乔木能够正常生长,但不能成林。海拔4400m左右为树线,此线以上,树木生长困难。阴坡林线群落交错区垂直宽度为70m。研究区域植被群落类型的基本特征见表1[14]。

表1　色季拉山林线研究区域植被群落类型及气候基本特征

Table 1　Basic characteristics of the timberline communities and climate of different attitudes on Mt. SeJiLa

群落类型 Community types	海拔/m Altitude	主要物种 Main species	位置(与林线高差) Location	坡向 Aspect	坡度/(°) Slope	物种数 Number of species	郁闭度 Canopy density	1月均温/℃ Mean temperature of January	7月均温/℃ Mean temperature of July	年均温/℃ Annual mean temperature	年降雨量/mm Annual precipitation
忍冬冷杉林	3800—4000	杯萼忍冬急尖长苞冷杉	600—300	阴	21—27	75	0.5—0.7	-1.8	11.1	3.6	1100
苔藓冷杉林	4000—4300	苔藓急尖长苞冷杉	300—林线	阴	18—22	20	0.5—0.6	-3.1	8.4	0.54	1378.5
杜鹃冷杉林	4300—4400	薄毛海绵杜鹃急尖长苞冷杉	林线	阴	10—20	6	0.2以下	-3.4	7.8	0.04	1434.2

1.2　样品采集及处理

调查样地的确定　试验于2013年9月进行,在色季拉山急尖长苞冷杉分布海拔3800m到4400m范围内,每100m为1个海拔梯度,共设定7个典型样地,样地面积30×30m。根据各海拔梯度样地内急尖长苞冷杉的平均高度和胸径选择3棵标准木进行取样。不同海拔梯度样方内急尖长苞冷杉基本形态特征见表2。

表2　色季拉山不同海拔急尖长苞冷杉的基本特征

Table 2　Basic characteristics of Abies georgei var.smithii on different altitude on Mt. Sejila

海拔/m Altitude	平均高度/m Average height	平均胸径/cm Average breast-height diameter	个体数 Number of individuals	冠幅(东西×南北) Crown width(EW×NS)
4400	9.5	32.9	1	3.1×3.5
4300	7.4	22.5	3	2.5×3.2
4200	11.4	24.9	5	2.4×2.8
4100	14.8	27.5	4	3.1×3.5
4000	17.2	31.4	4	3.2×3.5
3900	19.4	32.3	4	3.5×4.2
3800	17.6	28.9	4	3.5×3.8

叶片取样 在每株已选定的标准木树冠中部外围东、西、南、北 4 个方向进行取样,各方向分别取四年生成熟叶片 80 片,每株共取 320 片。将采下的叶片装入自封袋后,放置于有冰袋的便携式保温箱内,带回实验室测定各指标。

根系取样 采用土钻法取样,土钻内径 10cm,高 10cm。在每株标准木树冠边缘与其树干基部连线的 1/2 处,分东、西、南、北 4 个方向打下土钻,按照 0—20cm、20—40cm、40—60cm 进行分层取样,每个海拔梯度各土层分别取样 12 个,共 36 个样品,将 4 个方向的样品按照同一土层进行混合后处理。根系样品浸泡 1 天后,用筛孔为 0.8mm 的筛子反复淘洗使根系与绝大部分的土壤、有机质残渣以及杂质分离。洗净后将根系放入培养皿中,用镊子捡取所有活的根系(依据根系颜色、外形、弹性等特征区分)。将获得的活根系装入自封袋依次标记后放入冰箱内保存直至根系扫描时取出。

1.3 各项指标的测定

1.3.1 叶片基本特征及叶绿素含量测定

各海拔分东、西、南、北四个方向选择大小均匀的叶片 20 片,用精度为 0.02mm 的游标卡尺测量叶片长度、宽度、厚度,求平均值。叶面积测定时各海拔分方向用 Epson perfection V700 photo 扫描仪扫描叶片后,通过 Leaf Auto Compute 软件计算取平均值,之后将叶片烘干,称取干重计算比叶重。叶绿体色素含量测定时各海拔分方向将叶片剪碎等量混合均匀,用丙酮提取后采用分光光度计法测定。

1.3.2 细根形态指标测定

参考国内外的根系分类标准[15-16],在本研究中将直径≤2mm 的根系归为细根。扫描前,将各根样按照直径≤2 mm 与直径>2mm 进行分级处理,而后应用 Epson perfection V700 photo 根系扫描系统和 WinRhizo 根系图像分析系统对直径≤2mm 根系进行细根长度、表面积和体积的测定分析。待全部根样扫描完成之后,将各根样置于烘箱以 80℃的温度烘干至恒重,测定各根样的生物量(mg/cm^3)。将各根样的细根长度、表面积和体积除以取样土体体积即可算出单位土体内各根样的根长密度(cm/cm^3)、表面积(cm^2/cm^3)和体积(mm^3/cm^3);将各根样的细根长度除以其生物量即可算出各根样的比根长(cm/g)。

1.4 数据分析

用 Excel2003 软件完成试验数据的计算和图表绘制。采用 SPSS 10.0 统计软件对各项指标进行单因素方差分析(One-way ANOVA)。

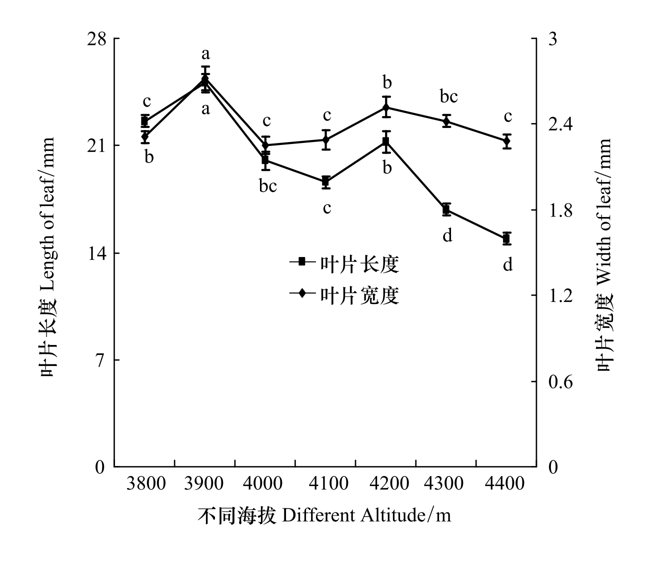
2 结果与分析

2.1 不同海拔叶片的基本特征

在 3800—4400m 7 个海拔梯度中,叶片长度的变异较显著,在 3900—4400m 海拔范围内叶片长度除 4200m 处略有上升,总体呈逐渐下降的趋势。3900 m 处的叶片长度最大(25.1±0.3)mm,比最小值(海拔 4400m)高出 40.6%。叶片宽度在 3900m 处达到最大值 2.72mm,其次为 4200m 海拔,其余海拔梯度间叶片宽度的差异不显著。叶片厚度在 3800—4200m 沿海拔升高呈较为明显的递增趋势,4200m 以上随海拔升高叶片厚度差异不显著。叶片面积从 3900—4400m 范围内除 4200m 处略有增加外随海拔增加呈减小趋势,在 3900m 时达到最大值(69.27±2.3)mm^2,4400m 时叶片面积最小,仅约为 3900m 的一半。比叶重随海拔升高存在显著增大的趋势,在 3800—4400m 海拔,比叶重的变化范围为 347.96—563.62g/m^2,4400m 处比叶重最大。

2.2 不同海拔叶片叶绿素含量的变化

在海拔 3800—4400m 范围内,急尖长苞冷杉在不同海拔梯度上叶绿素总量和叶绿素 a 呈现出基本一致的变化趋势,即上升-下降-上升-下降的变化趋势,其中在海拔 3900m 和 4200m 时出现了两次峰值,4200m 处叶绿素总量和叶绿素 a 含量均达到最大值。叶绿素 b 含量在海拔 3800—4300m 差异不显著,4400m 时叶绿素 b 含量显著低于其他海拔,仅为 3800m 处的 1/5。在 4200—4400m 的海拔梯度内,急尖长苞冷杉叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量随海拔上升逐渐降低,均在 4400m 处达到最小值。叶绿素 a/b 的比值在所测定的海拔范围



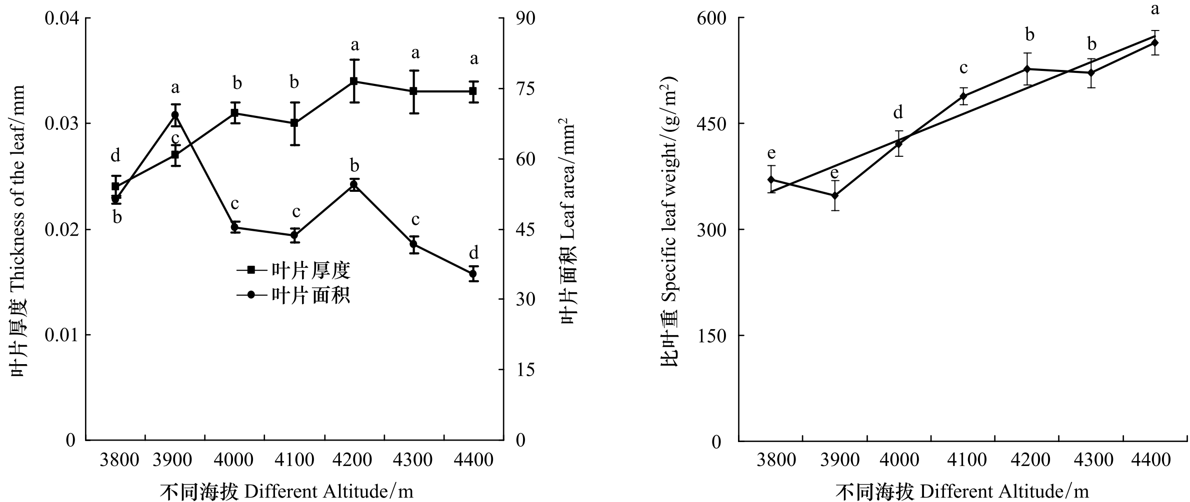


图 1　不同海拔急尖长苞冷杉叶片基本特征的变化

Fig.1　Basic characteristics of the leaf of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes

不同字母表示叶片特征的各指标在不同海拔之间差异显著($P<0.05$)

随海拔上升呈逐渐增加趋势,其中 4400m 处二者比值为 5.19,达到最大值。

2.3　不同海拔细根生物量的变异特征

随海拔梯度的增加细根生物量在 3900m 和 4200m 处出现两次峰值,3900m 处细根生物量达到最大值,4400m 处冷杉细根生物量显著少于其他海拔。同一土层在不同海拔间其细根生物量变化不同,且差异显著(图 3)。0—20cm 土层细根生物量随海拔梯度的增加呈现增加-减少-增加-减少的变化趋势,在 3900m 和 4200m 处出现两次峰值,3900m 处细根生物量达到最大值 711mg/cm^3,4400m 处,冷杉细根生物量显著少于其他海拔。20—40cm 土层细根生物量在 4200m 处达到最大值,其次为 3900m 和 4300m,4400m 时该土层的细根生物量不到 4200m 处的 1/10。40—60cm 土层的细根生物量在不同海拔间仍差异显著,3800m 和 4400m 处的细根生物量仅为 4000m 处的 39.3%和 17.2%。

同一海拔不同土层的细根生物量随土层深度的增加均呈现出较为明显的减少趋势,除 4400m 海拔外,其余海拔梯度上不同土层的细根生物量均差异显著($P<0.05$)。4400m 海拔处,20—40cm 和 40—60cm 土层的细根生物量之间差异不显著,0—20cm 土层的细根生物量仍显著大于其余 2 个土层。各海拔 3 个土层的细根生物量所占的比例差异较大,0—20cm 土层为急尖长苞冷杉细根的主要分布区, 如 3900m 处 0—20cm 细根生物量占 3 层总量的 74.5%。20—40cm 和 40—60cm 土层的细根生物量急剧减少,4400m 处分别仅占 3 层总量

的 8.1%和 4.7%。

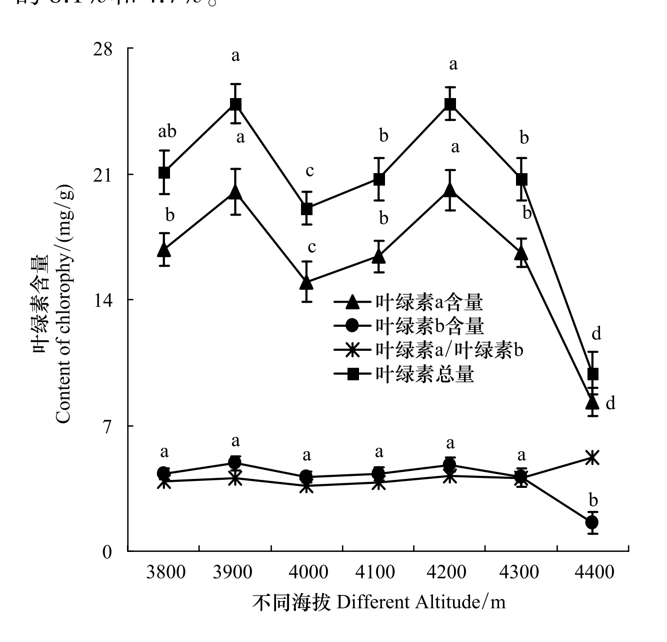


图 2 不同海拔急尖长苞冷杉叶片叶绿素含量变化

Fig.2 Leaf chlorophyll content changes of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes

不同大写字母表示同一土层不同海拔之间差异显著;不同小写字母表示同一海拔不同土层之间差异显著,均在 $P<0.05$ 水平

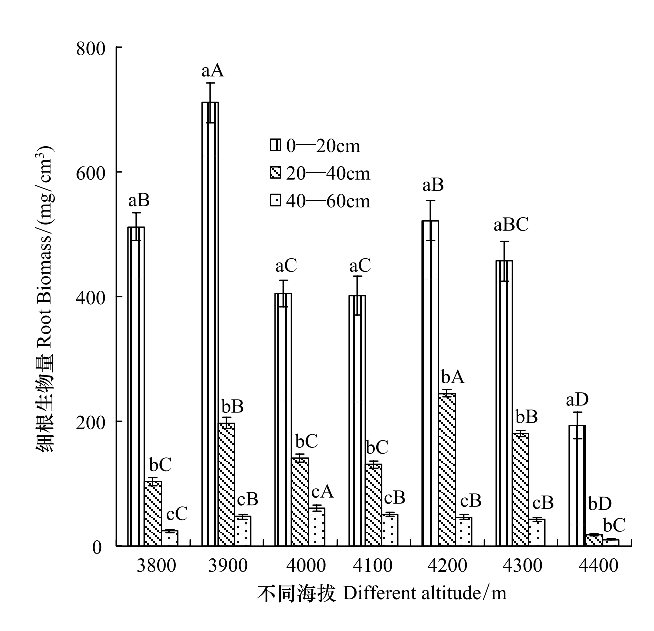


图 3 海拔梯度对细根生物量的影响

Fig.3 Fine root biomass of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes

2.4 不同海拔根长密度的变异特征

细根根长密度在海拔 3900、4200、4300 海拔较高,三者之间差异不显著,但显著高于其余海拔梯度,4400m 海拔梯度下细根根长密度均最小。同一土层的细根根长密度在不同海拔间存在差异,且各土层在不同海拔间的变化趋势趋于一致(图 4)。0—20cm 土层时 3900、4200、4300 海拔细根根长密度较高,三者之间差异不显著。20—40cm 土层时细根的根长密度分别在 3900m 处达到最大值,在 4200m 处出现第二个峰值。40—60cm 土层时细根根长密度同样在 4200m 处达到峰值。4400m 海拔梯度下 3 个土层的细根根长密度均最小。

不同土层细根根长密度的变化存在差异,在 3800m 和 4100m 海拔处 3 个土层间差异显著($P<0.05$),在其余海拔梯度上表现为一致的变化趋势,即在 0—20cm 和 20—40cm 土层间差异不显著,而与 40—60cm 土层存在显著差异。

2.5 不同海拔细根表面积的变异特征

细根表面积在 3900m 海拔处达到最大值,显著高于其他海拔,4200m 和 4300m 次之,3800、4000m 和 4400m 海拔下细根的表面积相对较小。同一土层的细根表面积在不同海拔间存在差异,且各土层在不同海拔间的变化趋势基本趋于一致(图 5)。0—20cm 土层时 3900m 海拔处细根表面积达到最大值,其次为 4200m,4400m 海拔下细根表面积最小。20—40cm 土层时细根表面积同样在 3900m 处达到最大值,4200m 和 4300m 次之,4000m 时该土层的细根表面积最小。40—60cm 土层时急尖长苞冷杉细根表面积在 4300m 处达到最大值,其次为 3900、4100m 和 4200m,该土层在 3800、4000m 和 4400m 海拔下细根的表面积相对较小。

各海拔梯度的不同土层上,细根表面积的变化存在差异,其中 4300m 海拔处 3 个土层间无显著差异,3800、3900、4200m 和 4400m 海拔时,0—20cm 和 20—40cm 土层间差异不显著,而均与 40—60cm 土层差异显著。4000m 和 4100m 海拔下 0—20cm 土层细根的表面积与其余 2 个土层间差异显著($P<0.05$)。

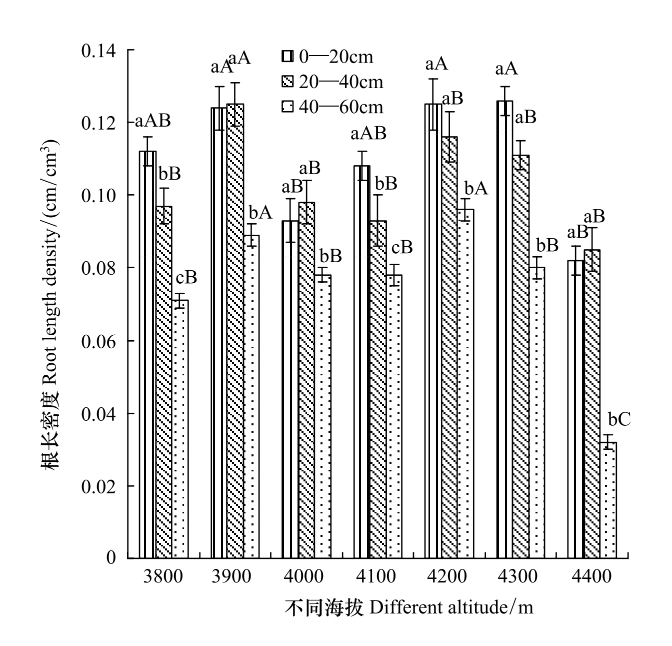


图 4　海拔梯度对细根根长密度的影响

Fig.4　Fine root length density of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes

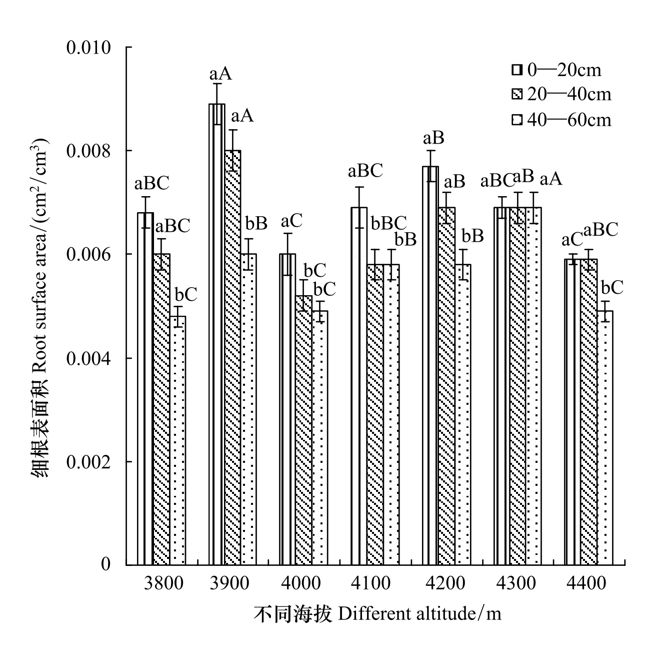


图 5　海拔梯度对细根表面积的影响

Fig.5　Fine root surface area of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes

2.6　不同海拔细根体积的变异特征

测定海拔范围内,急尖长苞冷杉细根体积在 3900m 和 4200m 处出现两次峰值,4200m 处细根体积达到最大值,4400m 处细根体积最小。同一土层在不同海拔梯度上其细根体积变化不同,且各土层在不同海拔间差异显著(图 6)。0—20cm 土层细根体积随海拔梯度的增加呈现增加-减少-增加-减少的变化趋势,在 3900m 和 4200m 处出现两次拐点,4200m 处细根体积达到最大值 0.454mm³/cm³,4400m 处,冷杉细根体积显著小于其他海拔。20—40cm 土层细根体积同样在 4200m 处达到最大值,其次为 3900、4100m 和 4300m,4400m 时该土层的细根体积约为 4200m 处的 12.8%。40—60cm 土层的细根体积在不同海拔间仍存在差异,4400m 处的细根体积仅为 0.022 mm³/cm³。

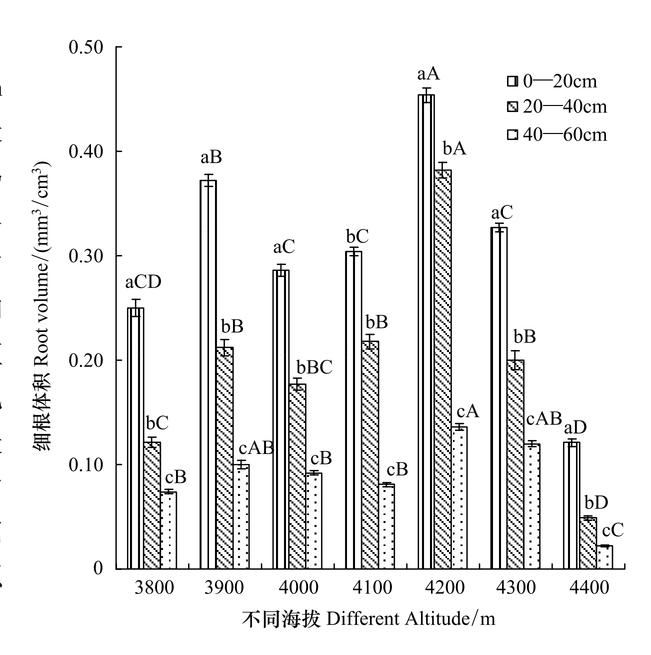


图 6　海拔梯度对细根体积的影响

Fig.6　The influence of altitudinal gradient on fine root volume of *Abies georgei* var. *smithii*

同一海拔不同土层的细根体积随土层深度的增加均呈现出较为明显的减少趋势,各海拔梯度上不同土层的细根生物量差异显著(P<0.05)。各海拔梯度上不同土层的细根体积呈现出一致的变化趋势,均为:0—20cm>20—40cm>40—60cm。其中 0—20cm 土层细根体积约占到 3 层总量的一半,40—60cm 土层细根体积仅为 3 层总量的 10—20%之间。

2.7　不同海拔细根比根长的变异特征

从图 7 可以看出,4400m 处细根比根长达到最大值,同一土层在不同海拔梯度上其细根比根长变化不同,且各土层在不同海拔间差异显著(P<0.05)。0—20cm 土层细根比根长在 4400m 处达到最大值,在 3900m 处最小。20—40cm 土层细根比根长同样在 4400m 处达到最大值,相比较来说,3900m 和 4200m 海拔时细根比

根长较小。40—60cm 土层各个海拔的细根比根长均为各自海拔的最大值,其中 3800m 处细根比根长最大。

同一海拔不同土层的细根比根长随土层深度的增加均呈现为增加趋势(图 7)。除 4400m 海拔外,其余各海拔 40—60cm 土层的细根比根长显著高于 0—20cm 和 20—40cm 2 个土层,而后两者间无显著差异。4400m 海拔下 40—60cm 和 20—40cm 土层间无明显差异,二者与 0—20cm 土层间差异显著(P<0.05)。

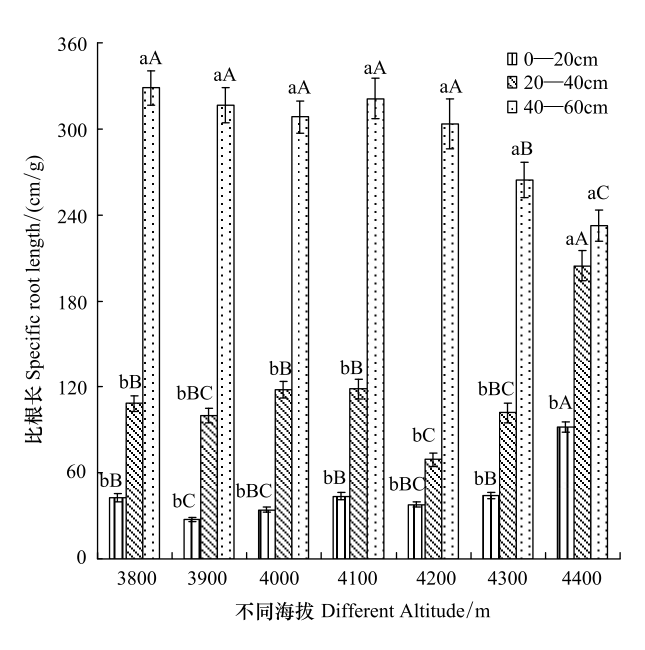


图 7 海拔梯度对细根比根长的影响

Fig.7 The influence of altitudinal gradient on fine root length of *Abies georgei* var. *smithii*

3 结论与讨论

3.1 不同海拔树木叶片的变异

研究地区随海拔梯度的升高,急尖长苞冷杉叶片叶面积减小、叶片厚度增加、叶绿素含量逐渐降低、比叶重递增。叶片小而厚是植物对干旱和强辐射(包括 UV-B)胁迫的一种响应,UV-B 辐射影响细胞分裂和细胞壁发生,从而形成较小的细胞,制约了叶面积的发展[17-20]。在高海拔地区较小的叶面积和较厚的叶片,光合能力一般较低,但可以抵御或避免恶劣环境的胁迫[21-22]。海拔 3900m 处急尖长苞冷杉叶片长度、宽度、面积均显著大于其他海拔。随海拔升高叶片厚度和比叶重均表现出增大的趋势。可见,在高海拔生境恶劣,可以供给植物利用的资源相对较少,生长于此环境中的植物比叶重相应的较高,这样利于植物对高海拔生境的适应,而在低海拔处植物的叶片较薄,有利于光的透过和吸收更多的光能,植物则通过增加叶面积来保持较高的光合能力。高海拔处太阳总辐射和紫外线辐射均增强,较低的叶绿素含量可减少叶片对光能的吸收[23],使植物免受强辐射的损伤[24]。叶绿素含量随海拔升高而下降,特别是叶绿素 a 的含量明显下降,可见高海拔地区的强辐射、低温等不利环境因子使得植物体内的酶活性等相对较低,从而降低植物光合作用转化光能的速率,而高海拔辐射增强,叶绿素 a 含量的降低可以减少植物体内叶绿素对光能的吸收以降低光合作用的压力,从而避免潜在的光抑制和过氧化[25]。

3.2 不同海拔细根的变异

在海拔梯度上急尖长苞冷杉的细根生物量和根系体积在 3900m 出现峰值,4200m 处出现第二峰值,结合其叶片特征分析认为在 3900m 处急尖长苞冷杉叶面积最大,叶绿素含量较高,植物具有较高的光合作用,必然需要更好的根系生长以吸收水分、养分进而为光合作用提供物质保证。海拔 4200m 林分向林线过渡,郁闭度下降,灌丛发达,群落结构为杜鹃冷杉林,盖度达到 80%[26],由于盖度较高导致土壤温湿度等条件相对有所改善。细根根长密度、表面积在 20—40cm 和 40—60cm 显著提高。细根比根长在同一海拔不同土层间随土层深度的增加呈现明显的增加趋势。各海拔 40—60cm 土层的细根比根长显著高于 20—40cm 和 0—20cm 2 个土层。由于青藏高原土壤发育年轻,研究区域土层较薄,所以根系生物量集中分布在 0—20cm 土层。20cm 以下由于石砾含量增加,根系盘结,导致其根长密度和根系表面积明显增加。随土层厚度的增加,7 个海拔梯度下急尖长苞冷杉的细跟生物量和根系体积在 0—60cm 土层范围内均逐渐减小。这与有关细根的诸多研究相一致[27-32]。其原因可能是林地内表土层土壤温度、水分等条件适宜[33],加之表层腐殖质的存在是的土壤养分丰富而充足所致[34]。可见土壤资源有效性是导致冷杉细根表现出明显的垂直分布。

高山地区海拔梯度造成的温度、水分、光照、土壤等环境异质性对植物的叶片、根系在形态和生理特征上产生着很大影响。国内外众多研究显示其与海拔之间存在着各种线性和非线性的关系[35-37]。这些研究对进一步认识森林植被与海拔、气候之间的相互关系,评估气候变化对森林树种分布影响具有重要的意义。本研

究中色季拉山急尖长苞冷杉叶片和根系的各指标，在海拔梯度 3800—4400m 范围内，3900m 和 4200m 海拔处急尖长苞冷杉生长较好，3900m 处生长最旺盛。另在海拔 4200—4400m，根系活力随着海拔上升而减弱，在 4400m 处最低。结合环境温度、光照、林分条件等因素分析认为 3900m 海拔时的条件最适宜急尖长苞冷杉的生长。

参考文献（References）：

[1] 杨小林，崔国发，任青山，王景升，黄瑜. 西藏色季拉山林线植物群落多样性格局及林线的稳定性. 北京林业大学学报，2008，30（1）：14-20.

[2] 戴君虎，崔海亭. 国内外高山林线研究综述. 地理科学，1999，19（3）：243-249.

[3] Hölscher D，Schmitt S，Kupfer K. Growth and leaf traits of four broad-leaved tree species along a hillside gradient. Wachstum und Blatteigenschaften von vier Laubbaumarten entlang eines Hanggradienten. Forstwissenschaftliches Centralblatt，2002，121（5）：229-239.

[4] 胡启鹏，郭志华，李春燕，马履一. 植物表型可塑性对非生物环境因子的响应研究进展. 林业科学，2008，44（5）：135-142.

[5] Arunachalam A，Pandey H N，Tripathi R S，Maithani K. Biomass and production of fine and coarse roots during regrowth of a disturbed subtropical humid forest in north-east India. Vegetatio，1996，123（1）：73-80.

[6] 黄林，王峰，周立江，黄茹，齐代华，魏刚. 不同森林类型根系分布与土壤性质的关系. 生态学报，2012，32（19）：6110-6119.

[7] 赵忠，成向荣，薛文鹏，王迪海，袁志发. 黄土高原不同水分生态区刺槐细根垂直分布的差异. 林业科学，2006，42（11）：1-7.

[8] Poorter L，Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. Ecology，2006，87（7）：1733-1743.

[9] 祁建，马克明，张育新. 辽东栎（*Quercus liaotungensis*）叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. 生态学报，2007，27（3）：930-937.

[10] Gill R A，Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. New Phytologist，2000，147（1）：13-31.

[11] Khiewtam R S，Ramakrishnan P S. Litter and fine root dynamics of a relict sacred grove forest at Cherrapunji in north-eastern India. Forest Ecology and Management，1993，60（3/4）：327-344.

[12] 任青山，杨小林，崔国发，王景升，黄瑜，Wei X H，Li Q L. 西藏色季拉山林线冷杉种群结构与动态. 生态学报，2007，27（7）：2669-2677.

[13] 王景升，王文波，普琼. 西藏色季拉山主要林型土壤的水文功能. 东北林业大学学报，2005，33（2）：48-51.

[14] 杨小林. 西藏色季拉山林线森林群落结构与植物多样性研究[D]. 北京：北京林业大学，2007.

[15] 单建平，陶大立. 国外对树木细根的研究动态. 生态学杂志，1992，11（4）：46-49.

[16] Block R M A，Van Rees K C J，Knight J D. A review of fine root dynamics in *Populus plantations*. Agroforestry System，2006，67（1）：73-84.

[17] 宋璐璐，樊江文，吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. 地理科学进展，2011，30（11）：1431-1439.

[18] 文陇英，陈拓. 不同海拔高度祁连圆柏和青海云杉叶片色素的变化特征. 植物学报，2012，47（4）：405-412.

[19] 赵平，曾小平，孙谷畴. 陆生植物对 UV-B 辐射增量响应研究进展. 应用与环境生物学报，2004，10（1）：122-127.

[20] 罗文文，高琛稀，张东，韩明玉，赵彩平，刘航空. 不同海拔环境因子对富士苹果叶片和果实品质的影响. 应用生态学报，2014，25（8）：2243-2250.

[21] 胡启鹏，郭志华，孙玲玲，王彬. 长白山林线树种岳桦幼树叶功能型性状随海拔梯度的变化. 生态学报，2013 33（12）：3594-3601.

[22] Sparks J P，Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. Oecologia，1997，109（1）：362-367.

[23] Tieszen L L. Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses. The American Midland Naturalist，1970，83（1）：238-253.

[24] 韩发，贲桂英，师生波. 青藏高原不同海拔矮嵩草抗逆性的比较研究. 生态学报，1998，18（6）：654-659.

[25] Osone Y，Tateno M. Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. Functional Ecology，2005，19（3）：460-470.

[26] 杨小林，王景升，陈宝雄，普穷. 西藏色季拉山林线植被群落数量特征. 北京林业大学学报，2011，33（3）：45-50.

[27] 郭忠玲，郑金萍，马元丹，韩士杰，李庆康，于贵瑞，范春楠，刘万德，邵殿坤. 长白山几种主要森林群落木本植物细根生物量及其动态. 生态学报，2006，26（9）：2855-2862.

[28] 朱胜英，周彪，毛子军，王秀伟，孙元发. 帽儿山林区 6 种林分细根生物量的时空动态. 林业科学，2006，42（6）：13-19.

[29] Konôpka B，Noguchi K，Sakata T，Takahashi M，Konôpková Z. Fine root dynamics in a Japanese cedar（*Cryptomeria japonica*）plantation

throughout the growing season. Forest Ecology and Management, 2006, 225(1/3): 278-286.

[30] Douglas G B, Mclvor I R, Potter J F, Foote L G. Root distribution of poplar at varying densities on pastoral hill country. Plant and Soil, 2010, 333(1/2): 147-161.

[31] 苏纪帅, 程积民, 高阳, 仇智虎, 曹怀清. 宁夏大罗山 4 种主要植被类型的细根生物量. 应用生态学报, 2013, 24(3): 626-632.

[32] 闫小莉, 戴腾飞, 刑长山, 贾黎明, 张龙宁. 水肥耦合对欧美 108 杨幼林表土层细根形态及分布的影响. 生态学报, 2015, 35(11): 3692-3701.

[33] Pregitzer K S, Zak D R, Curtis P S, Kubiske M E, Teeri J A, Vogel C S. Atmospheric CO_2, soil nitrogen and turnover of fine roots. New Phytologist, 1995, 129(4): 579-585.

[34] 安慧,韦兰英,刘勇,上官周平.黄土丘陵区油松人工林和白桦天然林细根垂直分布及其与土壤养分的关系. 植物营养与肥料学报, 2007, 13(4):611-619.

[35] Majdi H, Pregitzer K, Morén A S, Nylund J E, Ågren G I. Measuring fine root turnover in forest ecosystems. Plant and Soil, 2005, 276(1/2): 1-8.

[36] 杨丽韫, 罗天祥, 吴松涛. 长白山原始阔叶红松(*Pinus koraiensis*)林及其次生林细根生物量与垂直分布特征. 生态学报, 2007, 27(9): 3609-3617.

[37] 冯秋红, 程瑞梅, 史作民, 刘世荣, 王卫霞, 刘兴良, 何飞. 巴郎山异型柳叶片功能性状及性状间关系对海拔的响应. 生态学报, 2013, 33(9): 2712-2718.